©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Trophische Interaktionen im Pelagial des Hafnersees, Kärnten

Von Fritz Schiemer, Manfred Bobek, Peter Gludovatz, Andrea Löschenkohl, Irene Zweimüller, Michael Martinetz

(Institut für Zoologie, Universität Wien, 1090 Wien, Althanstraße 14)

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 7 Oktober 1982 durch das w. M. Heinz Löffler)

Mit 10 Abbildungen und 9 Tabellen

Zusammenfassung

Anläßlich einer limnologischen Exkursion zum Hafnersee wurden die Vertikalverteilung und die tageszeitlichen Wanderungen von Zooplankton, *Chaoborus* larven und Fischen *(Blicca björkna* und *A. alburnus)* bestimmt und die Nahrung der zooplanktivoren Arten analysiert. Bedingt durch die Zuwanderung von *Chaoborus flavicans* (vom Profundal) und der beiden Fischarten (vom Litoral) in die pelagische Zone kommt es vor allem im Verlauf der Nacht zu starken Räuber-Beute-Interaktionen. *C. flavicans* ernährt sich vorwiegend von *Bosmina* (76 %) und Rotatorien (20 %). Der Zooplanktonanteil der Nahrung von *A. alburnus* ist vor allem im Verlauf des Tages – wenn sich die Tiere in Ufernähe aufhalten – hoch und geht im Verlauf der Nacht zugunsten von Anflugnahrung zurück. Bei *B. björkna* überwiegen untertags litorale Nahrungskomponenten, in der Nacht Zooplankton, vor allem *C. flavicans, Leptodora kindtii* und *Bosmina*. Zu Zeiten starker Freßaktivität weichen die Nahrungskonkurrenten *B. björkna* und *A. alburnus* auf alternative Nahrungsressourcen aus.

Synopsis

The paper analyses the diel pattern of pelagic distribution of zooplankton, *Chaoborus* larvae (echosounding) and small-sized mass fishes (silver bream and bleak; gill netting) in a shallow, eutrophic lake, Hafnersee, Austria.

Due to the nocturnal immigration of fishes (from the littoral) and *Chaoborus* (from the profundal) into the pelagic zone, trophic interactions between zooplankton and its vertebrate and invertebrate predators are strongest during the night. The outgrown larvae of *Chaoborus flavicans* feed predominantly on *Bosmina longirostris* (76 %) and rotifers (20 %). The two fish species occur preferably in the littoral zone during the daytime, feeding on alternative resources: littoral food items (silver bream), zooplankton (bleak). During the night *Alburnus alburnus* (bleak) inhabits the surface layer of the pelagic zone and feeds preferably on airborne material (mainly terrestrial insects). The population of *Blicca björkna* is situated deeper in the water column (1–2 m water depth) and its diet consists predominantly of larger sized zooplankton: *C. flavicans, Leptodora kindtii* (both zooplanktivorous)

and *B. longirostris)*. These results indicate that the two mass fishes shift to alternative food resources in periods of high feeding activity. Food overlap between the two species is 40 % in the early part of the pelagic phase and declines to 25 % in the course of the night.

1. Einleitung

Der Hafnersee (46°35'15"N, 14°08'00"0; 510 m Seehöhe; Länge: 830 m, Breite: 250 m; Fläche: 15,96 ha; maximale Tiefe: 10 m) war Ziel einer limnologischen Exkursion des Institutes für Zoologie der Universität Wien in der Zeit vom 1. bis 6. Juni 1981. Im Rahmen der Exkursion erfolgte eine Bearbeitung der litoralen Fauna und Flora sowie der Profundalfauna. Weitere Untersuchungen, über die im folgenden berichtet wird, konzentrierten sich auf eine Analyse der Räuber-Beute-Beziehungen im Pelagial des Sees.

Eine eingehende limnologische Bearbeitung des Sees und seines Einzugsgebietes, vor allem im Hinblick auf Eutrophierungsfragen, erfolgt durch das „Kärntner Institut für Seenforschung" (SAMPL, 1978; SCHULZ, 1978; SAMPL, SCHULZ, SCHULZ, 1979).

HRBÁCEK (1962) und etwas später BROOKS & DODSON (1965) haben in klassischen Arbeiten darauf hingewiesen, daß die Zusammensetzung und Größenstruktur des Zooplanktons eines Gewässers entscheidend durch zooplanktivore Fische beeinflußt wird. Diese Befunde wurden seither vielfach bestätigt und auf zooplanktivore Invertebraten, z. B. *Chaoborus, Leptodora, Macrocyclops* usw. erweitert (siehe ZARET, 1980). Eindrucksvolle Beispiele lieferten u. a. Untersuchungen über mehrjährige limnologische Veränderungen in kleinen schwedischen Seen als Folge einer experimentellen Eliminierung und eines späteren Neubesatzes mit zooplanktivoren Fischen (STENSON et al., 1978). Nach Elimination der Fische mit Rotenon veränderte sich das Zooplankton erwartungsgemäß zugunsten großer, herbivorer Copepoden (*Eudiaptomus gracilis* G. O. Sars). In der Folge kam es zu einem Anstieg in der Biomasse des Netzphytoplanktons und zu einer Abnahme der Nannoplanktonbiomasse, der durchschnittlichen Nährstoffkonzentration und der Primärproduktion (auf etwa 10 % des Ausgangswertes). Diese Untersuchungen zeigten, daß trophische Interaktionen nicht nur die Struktur der planktischen Biozönosen, sondern in weiterer Folge auch den Nährstoffkreislauf und die Produktionsdynamik der limnetischen Zone entscheidend beeinflussen.

Unsere Untersuchungen konzentrierten sich auf Vertikalverteilung und tageszeitliche Wanderungen von Zooplankton, *Chaoborus*larven und Fischen sowie auf Nahrungsanalysen der wichtigsten zooplanktivoren Arten, *Chaoborus flavicans* (Meigen), *Blicca björkna* (L.) (Güster) und *Alburnus alburnus* (L.) (Laube).

2. Methode

2.1. Verteilungsmuster und Wanderungsaktivität

Die Probenentnahme erfolgte am uferfernsten Punkt im Westteil des Sees, ca. 120 m vom Ufer entfernt. Die Wassertiefe an der Entnahmestelle, die durch eine Boje markiert war, betrug etwa 9 m. Zusätzlich wurden echographische Aufnahmen entlang von Querprofilen gefahren (siehe Abb. 3).

Zooplankton: Als Entnahmegerät diente ein 4-l-Schindlerschöpfer mit einer Öffnungsfläche von 100 cm^2. Das gesamte Schöpfervolumen wurde durch ein 50-µm-Netz gesiebt und das Plankton anschließend mit Formol fixiert. Beim Auszählen der Schindlerproben fiel das Fehlen bestimmter Crustaceen auf. Aus diesem Grunde wurde eine zusätzliche Schließnetzserie gezogen (50 µm Maschenweite) und auf *Cyclops* sp., *Diaptomus* sp. sowie *Leptodora kindtii* ausgezählt. Die Ergebnisse dieser Schließnetzprobe sind in die Gesamtberechnung der Zooplanktonhäufigkeit miteinbezogen. Ein Vergleich beider Methoden zeigt, daß schnellbewegliche Formen, wohl zufolge des Staudrucks, mit dem Schindlerschöpfer nicht quantitativ erfaßt wurden.

Chaoborus flavicans: Der Fang von *Chaoborus*larven für Nahrungsanalysen erfolgte ebenfalls mit dem Schließnetz. Die Erfassung der Larvenverteilung im Sediment wurde mit einem Ekman-Greifer (100 cm^2 Öffnungsfläche) durchgeführt. Die tageszeitliche Wanderung der Larven wurde mittels Echolot untersucht. Dafür stand ein Krupp-Atlas-Vermessungslot, Typ AN 6014, zur Verfügung. Als Schallschwinger diente ein SW 6014 A1, 210 kHz, der unter einem Öffnungswinkel von 8° kreiskegelförmige Ultraschallstöße abgibt. Nach GREENLAW (1979) eignen sich Frequenzen um 200 kHz gut zur Ortung von Zooplanktern in Chaoborusgröße und wurden bereits zur Ortung von Chaoborus erfolgreich eingesetzt (NORTHCOTE, 1964). Die enge Schallkegelbündelung wirkt sich bei der Fischortung vermutlich nachteilig aus: Der 210-kHz-Schallkegel hat in 3 m Wassertiefe einen Durchmesser von nur etwa 30 cm. Bei der Verwendung eines 80-kHz- oder 30-kHz-Schwingers wären hier bessere Ergebnisse hinsichtlich der Ortungshäufigkeit zu erwarten.

Fische: Kiemennetze von 12 und 18 mm Kantenlänge (Netzlänge 24 m, Höhe 2 m) wurden vorerst im Uferbereich auf ihre Fängigkeit untersucht. Unter den gegebenen Populationsverhältnissen erwiesen sich 12 mm Netze als fängiger (siehe Abb. 5) und kamen für die weitere Untersuchung der räumlichen und zeitlichen Verteilung der zooplanktivoren Fischarten zum Einsatz. Die Kontrolle der in 1 bis 6 m Tiefe exponierten Netze erfolgte in Abständen von 1 bis 3½ Stunden. Eine Zuordnung der getöteten Fische zu gedachten vertikalen Netzdritteln ermöglichte detailliertere Aussagen über die Tiefenverteilung der Fische.

2.2. Nahrungsanalysen

Chaoborus flavicans: Durch eine Betäubung der frischgefangenen Larven mit einer Chloroform-Alkohol-Mischung (Verhältnis 1 : 10) wurde das Ausstoßen des Kropfes bei der Fixierung (4 %iges Formol) verhindert. Die Kropfanalysen erfolgten nach der Methode von SWIFT & FEDORENKO (1973). Die Kropfinhalte wurden in Lactophenol eingebettet und im Binokular bzw. Mikroskop ausgezählt.

Fische: Darmanalysen erfolgten an fixiertem Material (Injektion von Formol in die Leibeshöhle getöteter Fische) der zwei dominanten Arten. Zumeist wurde eine Probe oder der gesamte Inhalt des vorderen Darmabschnittes in Lactophenol eingebettet und mikroskopisch analysiert. In Einzelfällen erfolgte eine zusätzliche Analyse des Enddarminhaltes. Eine semi-quantitative Abschätzung des Volumsanteiles der einzelnen Nahrungskomponenten erfolgte nach einem Fünf-Punkte-System, in der Art des pflanzensoziologischen Deckungsgrades:
1: kleiner 5 %, 2: 5 % – 10 %, 3: 10 % – 25 %, 4: 25 % – 50 %, 5: über 50 %. Zusätzlich wurde der Darmfüllungsgrad in einer Skala nach BOHL (1980) festgehalten: 0 = Darm leer; 1 = kleinere Nahrungsmengen, nicht auf der ganzen Darmlänge; 2 = Darm lose auf der ganzen Länge gefüllt (dazwischen einzelne leere Darmabschnitte); 3 = vollständig, aber locker gefüllt; 4 = Darm prall gefüllt, Inhalt quillt bei Präparation heraus.

Bosmina longirostris: größere Stichproben von *B. longirostris* aus den Planktonfängen, dem Kropfinhalt von *C. flavicans*, aus den Darminhalten von *B. björkna* und *A. alburnus* wurden mittels Zeichenspiegels gezeichnet und die Totallänge (siehe Abb. 9) vermessen.

3. Ergebnisse

3.1 Zusammensetzung, Tiefenverteilung und tageszeitliche Wanderung des Zooplanktons

Kombiniert man die mit dem Schindlerschöpfer und dem Schließnetz gewonnenen Ergebnisse, so ergibt sich für den Untersuchungszeitraum eine Zooplanktondichte von 7,5 10^5 Individuen/m^2. Der Anteil der Rotatorien an der Gesamtpopulation war 58,2 %, jener der Crustaceen 41,8 %. Unter den Rotatorien dominierte *Keratella cochlearis* (Gosse), gefolgt von *Trichocerca* sp., *Filinia longiseta* (EHRENBERG), *Keratella quadrata* (MÜLLER) und *Kellicotia longispina*. *Polyarthra* sp., *Synchaeta* sp. und *Asplanchna* sp. kamen vereinzelt in den Proben vor. Innerhalb der Crustaceen war *Bosmina longirostris* (O. F. MÜLLER) vorherrschend, gefolgt von Nauplien, *Cyclops* s. l. sp., *Diaptomus* s. l. sp. und *Leptodora kindtii* (FOCKE). Die absolute und relative Häufigkeit der einzelnen Arten ist in Tab. 1 zusammengestellt.

Abb. 1 gibt einen Vergleich der Tiefenverteilung der wichtigsten Arten um 1100 h und 2300 h. Zur Kennzeichnung der räumlichen Einschichtung sind weiters die mittlere Tiefe der Populationen (S) und der Schichtungsgrad (B), letzterer errechnet nach der Formel für die

Tabelle 1: Individuendichte und relative Häufigkeit des Zooplanktons im Hafnersee mit Vergleichsangaben für den Goggausee, Mai 1975 (HERZIG & MOOG, 1976)

		Hafnersee	Goggausee
Bosmina longirostris	$138{,}9 \times 10^3.m$	18,6 %	
Nauplien	$78{,}5 \times 10^3.m$	10,5 %	
Cyclops sp.	$65{,}5 \times 10^3.m$	8,8 %	
Diaptomus sp.	$26{,}3 \times 10^3.m^{-2}$	3,5 %	
Leptodora kindtii	$2{,}9 \times 10^3.m^{-2}$	0,4 %	
Filinia longiseta	$63{,}7 \times 10^3.m^{-2}$	8,5 %	30,2 %
Keratella quadrata	$38{,}9 \times 10^3.m^{-2}$	5,2 %	4,6 %
Keratella cochlearis	$250{,}4 \times 10^3.m^{-2}$	33,5 %	37,0 %
Kellicottia longispina	$19{,}7 \times 10^3.m^{-2}$	2,6 %	
Trichocerca sp.	$78{,}5 \times 10^3.m^{-2}$	10,5 %	
Crustacea	$312{,}2 \times 10^3.m^{-2}$	41,8 %	
Rotatoria	$433{,}8 \times 10^3.m^{-2}$	58,2 %	
Total	$746{,}0 \times 10^3.m$		

Bestimmung der Nischenbreite einer Art (LEVINS, 1968), angegeben (Tab. 2 und 3):

$S = \Sigma N_z \; z / \Sigma N_z$ (S = mittlere Tiefe der Population; N_z = Anzahl der Individuen einer Art in der Tiefe z in Meter).

$B = 1/\Sigma P_z^2$ (P_z = Anteil einer Art in Tiefe z gemessen an der Gesamtpopulation dieser Art (N_t), $P_z = N_z . N_t^{-1}$). Ein niedriger B-Wert kennzeichnet eine enge räumliche Einnischung.

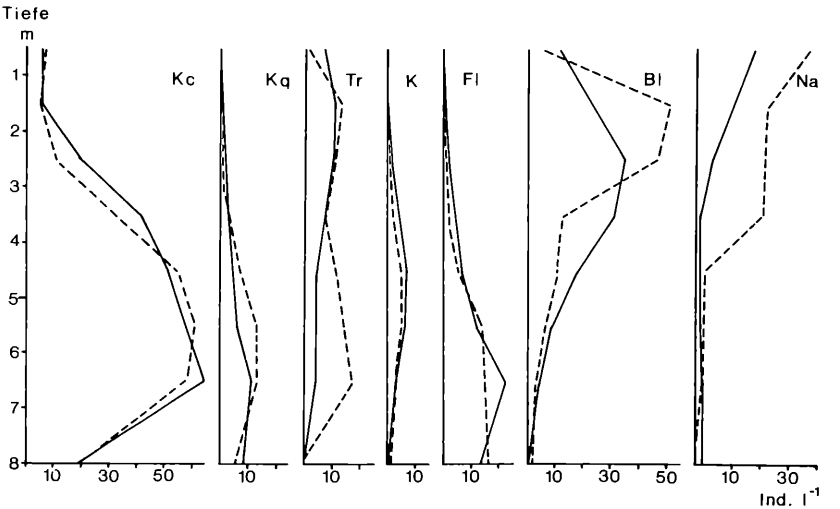


Abb. 1: Vertikalverteilung des Zooplanktons im Hafnersee; strichliert = 23.00 Uhr; durchgezogen = 11.00 Uhr; Kc = *Keratella cochlearis*, Kq = *K. quadrata;* Tr = *Trichocerca*, K ≈ *Kellicotia longispina*, Fl = Filinia longiseta, Bl = *Bosmina longirostris*, Na = Nauplien.

Tabelle 2: Mittlere Tiefe der Population (S, in Meter – siehe Text) für drei (Tag) bzw. zwei (Nacht) Sammelserien. Zum Vergleich sind die Werte für den Goggausee (HERZIG & MOOG 1976) angegeben

	Hafnersee		Goggausee	
	11 h	23 h	8–18 h	20–3 h
Bosmina longirostris	2,82	2,36	0,10–1,00	0,10–0,70
Nauplien	1,72	1,75	0,79–1,40	0,53–0,89
Cyclops sp.		3,53		
Leptodora kindtii		3,33		
Diaptomus sp.		2,95		
Filinia longiseta	5,74	5,96	3,14–4,00	3,43–4,70
Trichocerca sp.	2,61	4,18		
Keratella cochlearis	5,16	5,01	0,67–1,08	0,52–1,00
Keratella quadrata	5,82	5,93	3,94–4,10	4,01–4,59
Kellicottia longispina	4,63	5,18		

Tabelle 3: Schichtungsgrad (B) der einzelnen Arten im Hafnersee. Vergleichend ist der Wert von *Keratella cochlearis* für den Goggausee angegeben

Bosmina longirostris	5,67	4,27	
Nauplien	5,04	5,49	
Cyclops sp.		8,00	
Leptodora kindtii		7,08	
Diaptomus sp.		7,09	
Filinia longiseta	4,84	4,28	
Trichocerca sp.	6,57	6,94	
Keratella cochlearis	5,82	5,51	2–2,5 (Tag u. Nacht)
Keratella quadrata	4,63	4,15	
Kellicottia longispina	4,65	4,95	

Abb. 1 zeigt, daß die Maxima der meisten Rotatorien in größerer Tiefe liegen und sich tageszeitlich kaum verschieben: Die Populationsschwerpunkte (S) von *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* und *Filinia longiseta* liegen zwischen 5 und 6 Meter, jene von *Kellicotia longispina* nur etwas höher. Auch bezüglich des Schichtungsgrades stimmen diese vier Arten gut überein. *Trichocerca* sp. weicht in ihrer Tiefenverteilung durch ein höherliegendes Maximum und durch eine weniger ausgeprägte Einschichtung etwas von den anderen Arten ab. Die Maxima der erstgenannten Arten liegen im Bereich der starken O_2-Abnahme (siehe Abb. 4). Dies stimmt gut mit Angaben von RUTTNER-KOLISKO (1975) über die Rotatorieneinschichtung im Lunzer Obersee und – bezüglich *K. cochlearis* – mit Befunden vom Längsee überein (HERZIG & POWELL, 1972). Interessanterweise war diese Art im Goggausee, der anläßlich einer früheren Exkursion in der gleichen Jahreszeit untersucht wurde, deutlich oberhalb der O_2-Grenze und wesentlich schärfer engenischt (HERZIG & MOOG, 1976) (bezüglich einer kausalen Erklärung der Rotatorieneinschichtung siehe RUTTNER-KOLISKO, op. cit.).

Bosmina longirostris und Nauplien haben ihr maximales Vorkommen zwischen 0–4 Meter. Der Populationsschwerpunkt von *Bosmina* verlagert sich in der Nacht, ähnlich wie im Goggausee, ca. einen Meter gegen die Oberfläche. Für *Diaptomus* s. l., *Cyclops* s. l. und *Leptodora kindtii* konnte keine ausgeprägte Schichtung festgestellt werden.

3.2 Verteilung und tageszeitliche Wanderung von *Chaoborus flavicans*

Die echographischen Daten zeigen in der Zeit von 6.00 bis 18.00 Uhr kein *Chaoborus*-Echo über dem Sediment. Dies weist darauf hin, daß sich die Larven untertags ins Bodensediment einbohren, ähnlich wie das von anderen Seen bekannt ist (z. B. ROTH, 1968). Die Analyse einer Serie von Ekman-Greifer-Proben ergab, daß die Besiedlungsdichte der Larven im Sediment deutlich mit der Wassertiefe zunimmt (Abb. 2). Bis zu einer Tiefe

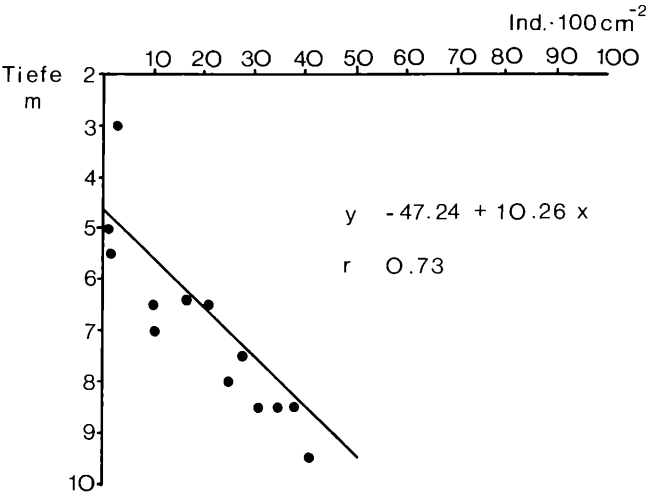


Abb. 2: Tiefenverteilung von *Chaoborus flavicans* im Benthos des Hafnersees während des Tages.

von 5 m konnten nur wenige Exemplare in den Bodenproben gefunden werden. Eine ähnliche Tiefenverteilung konnte auch im benachbarten Keutschachersee festgestellt werden (SCHIEMER, unpubl.). Es erscheint interessant darauf hinzuweisen, daß im Gegensatz zu diesem benthischen Vorkommen im Hafnersee, im meromiktischen Goggausee der überwiegende Teil der *Chaoborus-flavicans*-Population untertags im O_2-freien Wasserkörper oberhalb des Sedimentes verbleibt. Dieses unterschiedliche Verhalten in zwei morphometrisch ähnlichen Seen deckt sich mit den Unterschieden in den Sauerstoff- und Lichtverhältnissen. Lag im Untersuchungszeitraum 1974 im Goggausee die O_2-Grenze bei 7 m und die 1 %-Grenze der Lichtdurchlässigkeit bei 3,1 m, so konnten im Hafnersee 1981 geringe Sauerstoffkonzentrationen bis in die größte Tiefe

festgestellt werden; die 1 % Lichtdurchlässigkeit reichte bis 6,7 m. Nach den Ergebnissen von experimentellen Untersuchungen über die Lichtabhängigkeit der Tiefenwanderung bei *Chaoborus*arten (LA ROW, 1969, läßt sich diese unterschiedliche Tiefeneinschichtung von *C. flavicans* in den beiden Seen am wahrscheinlichsten mit den Unterschieden in der Sichttiefe erklären.

Die abendliche Einwanderung von *Chaoborus* ins Pelagial konnte mittels Echographie genau verfolgt werden (Abb. 3). Das erste deutliche Auswandern aus dem Sediment erfolgte im Untersuchungszeitraum um ca. 19.00 Uhr MEZ. Die maximale Höhe (Obergrenze am 2. Juni = 1,2 m; am 4. Juni = 2,0 m) wurde um 21.00 Uhr erreicht. Im Verlauf der Nacht sinkt die *Chaoborus*wolke etwas tiefer und erreicht um 23.00 Uhr eine mittlere Tiefe von 3,7 m. Eine beschleunigte Abwanderung war ab 3.30 Uhr feststellbar.

Abb. 4 gibt einen Vergleich des Wanderungsablaufes im Hafnersee und Goggausee (SCHIEMER et al., 1975). Der wesentliche Unterschied besteht in der höheren Einschichtung der *Chaoborus*-Population im Goggausee im Verlauf der Nacht, die ebenfalls durch die geringere Lichtdurchlässigkeit erklärbar ist.

3.3 Verteilung und tageszeitliche Wanderung von Fischen

In den im Pelagial exponierten 12 mm Kiemennetzen fingen sich insgesamt 206 *B. björkna*, 157 *A. alburnus*, 4 *Rutilus rutilus* (L.) und 3 *Perca fluviatilis* L. Ein Vergleich mit den 18 mm Netzfängen aus dem Litoral deutet darauf hin, daß mit den 12-mm-Netzen die letzte Größenklasse der Lauben erfaßt wurden, während die gefangenen Güster einer mittleren Größenklasse angehörten (Tab. 4, Abb. 5).

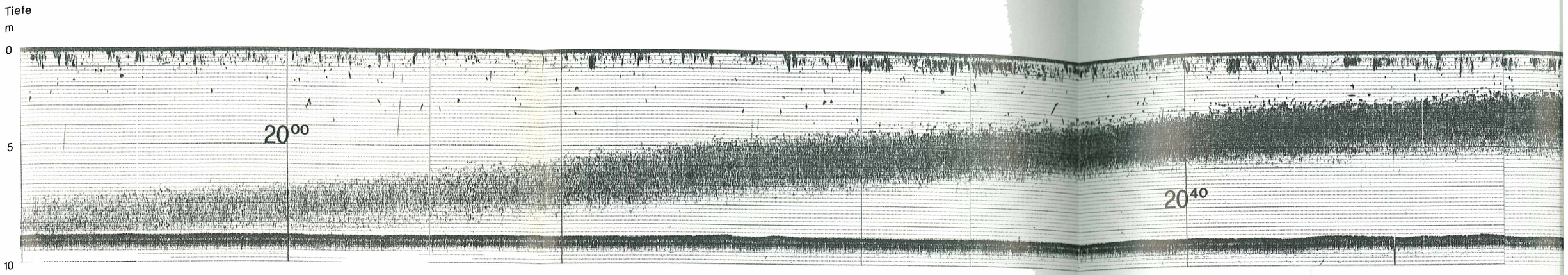
Tabelle 4: Durchschnittliche Größe und Standardabweichung von *Alburnus alburnus* und *B. björkna* in den 12-mm-Kiemennetz-Fängen

	A. alburnus		*B. björkna*	
	♀	♂	♀	♂
$\bar{x}$ (mm)	130,5	119,7	99,6	96,6
S. A.	5,9	7,3	9,1	7,0
n	30	12	14	21

Wie Abb. 6 zeigt, hielten sich tagsüber nur wenige Güster und Lauben im Pelagial auf und waren auf die tieferen Wasserschichten beschränkt. Dies überrascht bei der als Oberflächenfisch bekannten

Abb. 3: Echographische Aufzeichnung der nächtlichen Wanderung von *C. flavicans* im Hafnersee. A (3./4. 6. 1981) wurde stationär gemessen, B (2. 6.) und C (4. 6.) ergaben sich durch Befahrung von Profil 1.

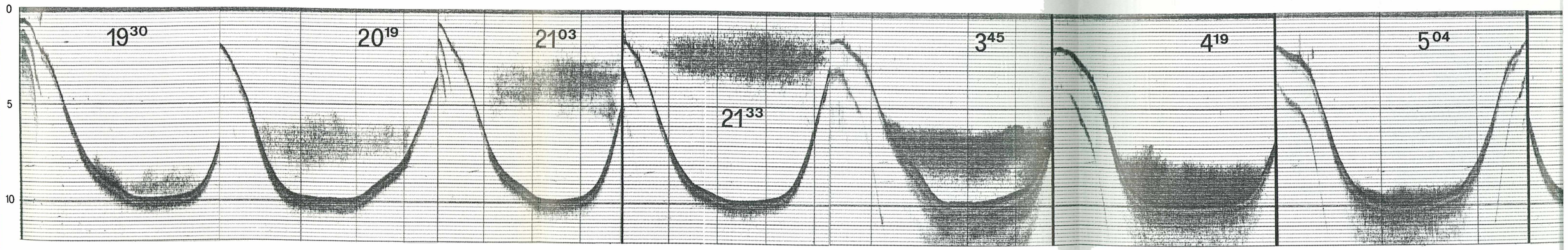
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



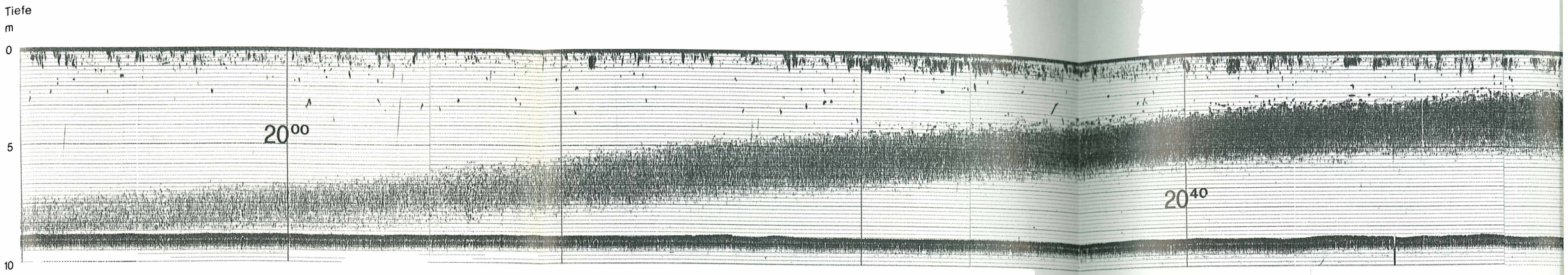
A

B

C



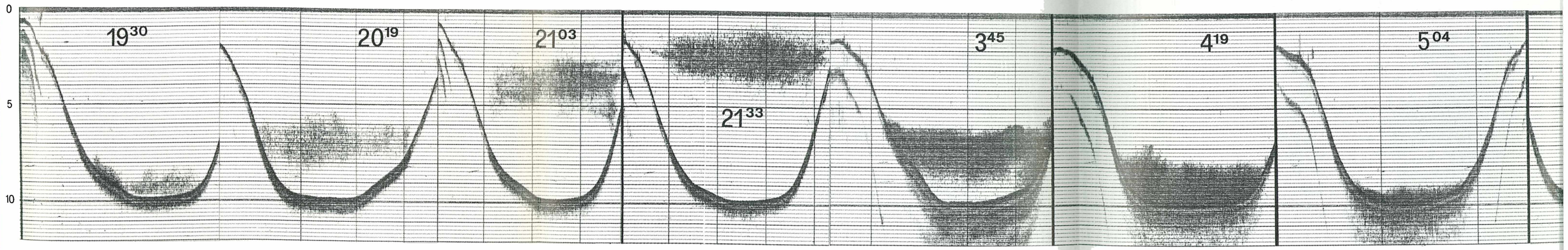
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

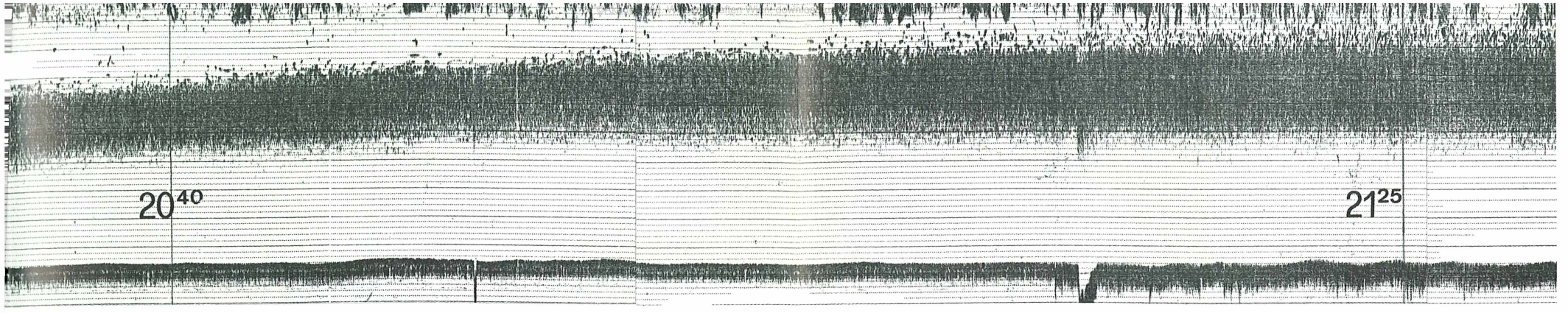


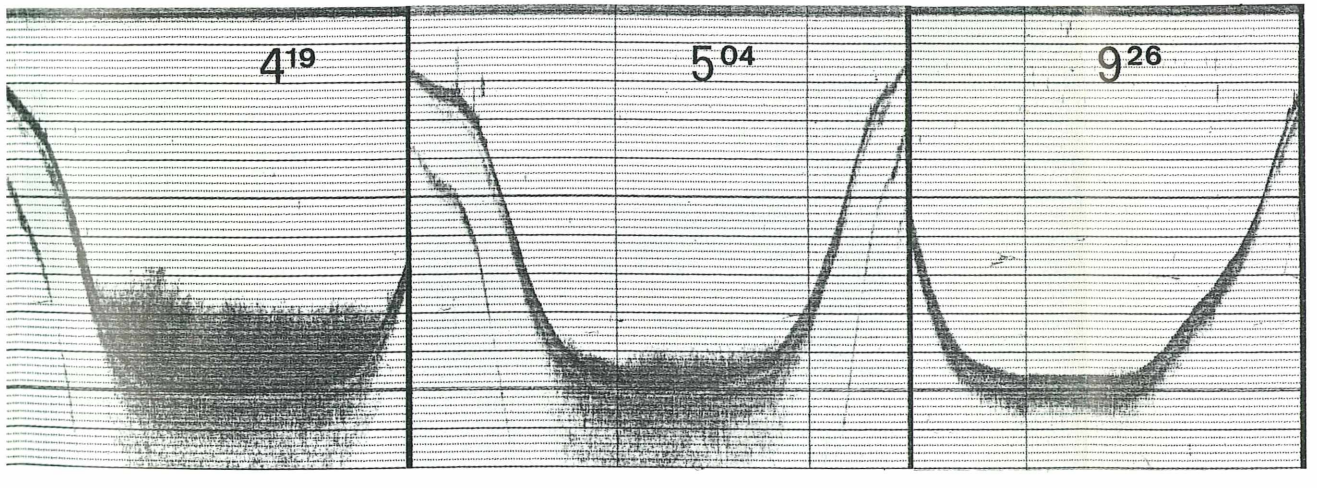
A

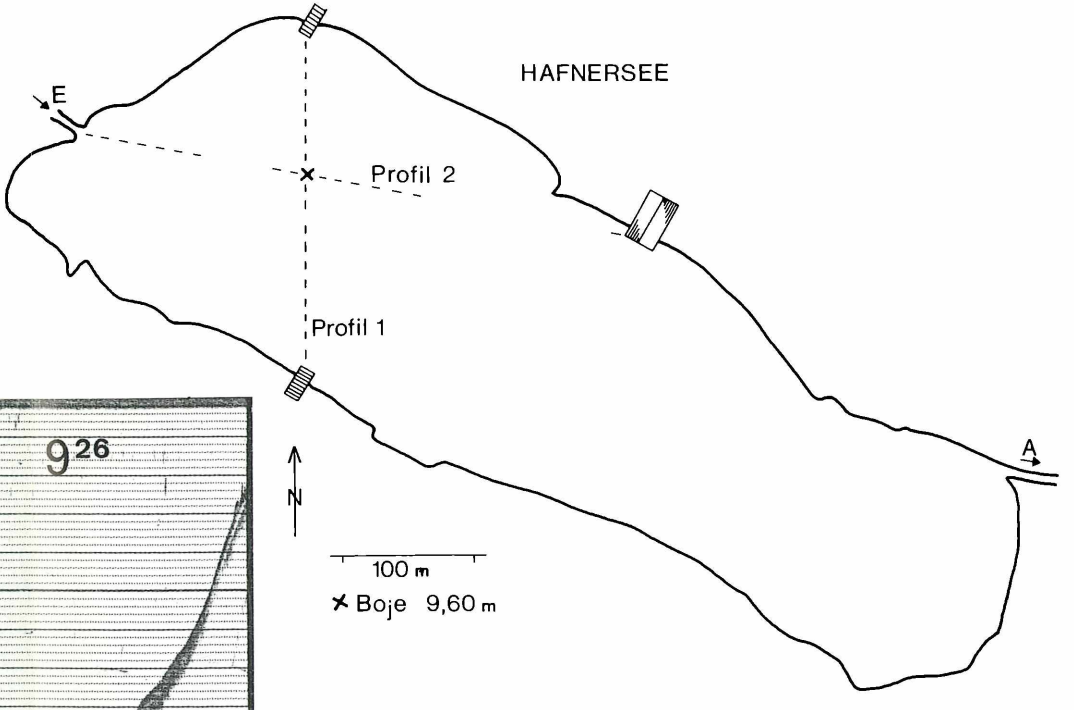
B

C




20 40
21 25


4 19
5 04
9 26


HAFNERSEE
E
Profil 2
Profil 1
A
N
100 m
× Boje 9,60 m

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

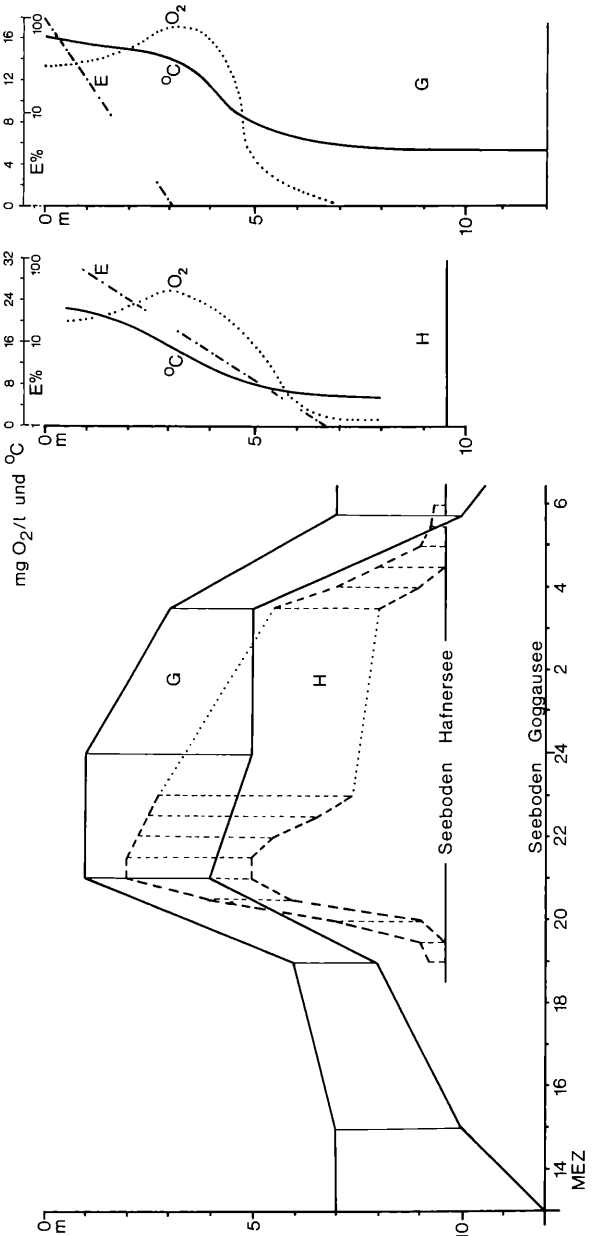


Abb. 4: Tageszeitliche Vertikalwanderung von *C. flavicans* im Hafnersee (H; Ober- und Untergrenzen der *Chaoborus*zone = strichlierte Linien) und Goggausee (G; durchgezogene Linien; 23./24. 5. 1974, umgezeichnet nach SCHIEMER et al., 1975). Zum Vergleich sind die zum gleichen Termin erstellten Kurven für Temperatur O_2 und Lichtextinktion (E) dargestellt.

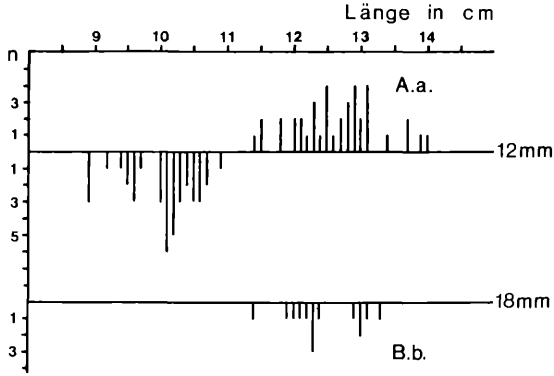


Abb. 5: Häufigkeit der einzelnen Größenklassen (Totallänge in cm) von Güster und Lauben in 12 mm- und 18 mm-Kiemennetzen (Litoralfänge).

Laube. Abends wanderten beide Arten aus dem Litoral ins Pelagial ein: Zwischen 18.00 und 20.00 Uhr stieg der Fang von Güstern stark, der der Laube vorerst schwach an. Ein Fang zwischen 19.30 und 21.00 Uhr ergab eine starke Zunahme beider Arten. Die Einwanderung erfolgte verteilt über die gesamte befischte Wassersäule, von 0 bis 6 m. In den späten Nachtstunden schichteten sich beide Arten deutlich in verschiedenen Tiefenstufen ein: *A. alburnus* mit einem Maximum an der Wasseroberfläche bis etwa 1 m Tiefe, *B. björkna* mit einem Maximum zwischen 1 bis 2 m Tiefe.

Eine Untersuchung von BOHL (1980) an bayrischen Kleinseen ergab ein ähnliches Bild der tageszeitlichen Wanderungen von Cypriniden. Eine Einwanderung von Fischen, hauptsächlich Jungfischen von *R. rutilus* und *S. erythrophthalmus*, ins Pelagial erfolgte nach Sonnenuntergang. BOHL fand, daß die Verweildauer der Fische im Pelagial mit der Länge der Dunkelheit korreliert und die Tiefeneinschichtung während der Nachtstunden in verschiedenen Gewässern einen deutlichen Zusammenhang mit deren Sichttiefe aufweist (je größer die Sichttiefe, um so tiefer und weiter gestreut die Aufenthaltszone der Fische).

3.4 Nahrungsanalysen von *Chaoborus flavicans*

Aus Kropfanalysen von *Chaoborus*larven können Rückschlüsse auf die Nahrungswahl dieser Tiere gezogen werden (SWIFT & FEDORENKO, 1975). Für die folgende Analyse wurden sämtliche im Verlauf der Nacht im Pelagial gefangenen Tiere als eine gemeinsame Probe betrachtet. *Bosmina longirostris* erwies sich mit 75,9 % Anteil am Kropfinhalt als das Hauptbeuteobjekt. An zweiter Stelle standen die Rotatorien (20,2 %; davon *Trichocerca* sp. 8,9 %, *Keratella cochlearis* 5,7 %, *Keratella quadrata* 4,4 %). Auffallend war die geringe Bedeutung der Copepoden (3,2 %), die in der Literatur mehrfach als bevorzugte Beuteobjekte von *Chaoborus*larven angegeben werden (z. B. SWÜSTE et al., 1973; SWIFT &

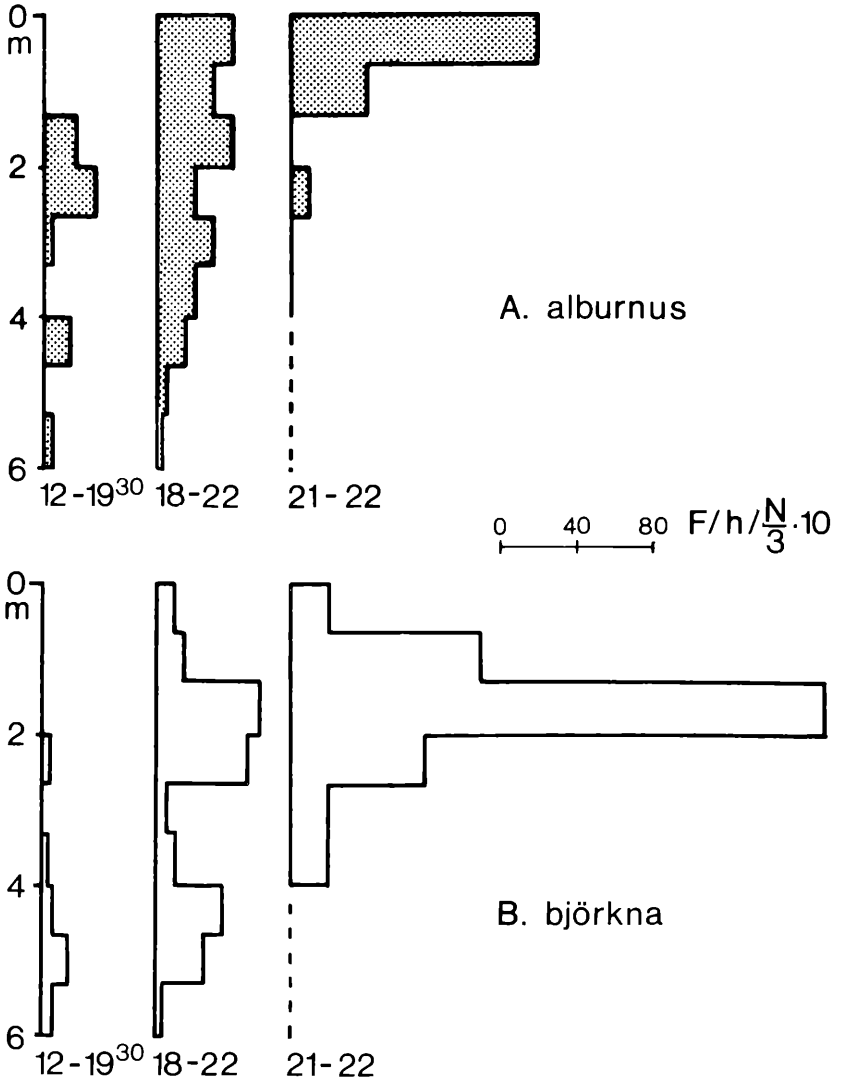


Abb. 6: Tiefenverteilung von Güster und Lauben im Pelagial des Hafnersees im Tagesgang. Relative Fanghäufigkeit (catch per unit effort) pro Stunde und Netzdrittel der 12mm-Kiemennetze. Werte mal 10.

FEDORENKO, 1975; PASTOROK, 1980). Die Häufigkeitsverteilung der Längenklassen der Beuteobjekte von *C. flavicans* ist dargestellt (Abb. 7).

Interessant ist der relativ hohe Anteil von Rotatorien in der Nahrung der ausgewachsenen Larven. Frühere Untersuchungen hatten gezeigt, daß Rotatorien hauptsächlich von den jüngeren Larvenstadien (DEONIER,

1943; LEWIS, 1977) oder bei Fehlen von Crustaceenplankton (VON ENDE, 1979) gefressen werden. Die Bedeutung von Rotatorien für die Ernährung ausgewachsener *Chaoborus-flavicans*-Larven, die bereits anläßlich der Untersuchung der Goggausee-Population bei Dominanz von Rotatorienplankton vermutet worden war (SCHIEMER *et al.*, 1975), konnte somit bestätigt werden.

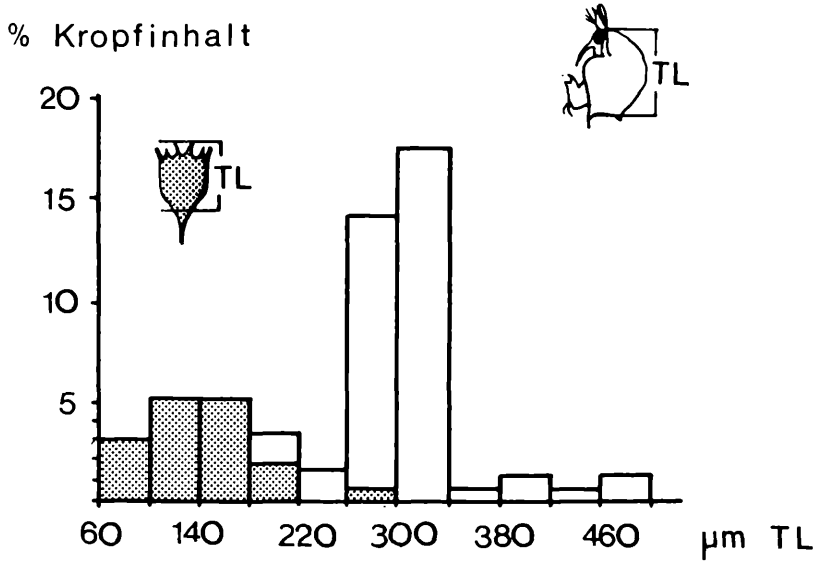


Abb. 7: Häufigkeitsverteilung von *Bosmina*- (weiß) und Rotatoria-Größenklassen (punktiert) in der Nahrung von *C. flavicans*.

3.5 Nahrungsanalysen von *A alburnus* und *B björkna*

Bei der Beurteilung der Freßaktivität und der Nahrungswahl anhand von Darmanalysen ist zu beachten, daß die jeweilige Darmfüllung das Ergebnis mehrerer Stunden Freßaktivität sein kann (Darmpassagezeit von *R. rutilus* bei 20° C und hoher Konsumation etwa fünf Stunden, HOFER *et al.*, 1982). Die Position der Nahrung im Darm spiegelt den zeitlichen Verlauf der Aufnahme zumindest grob wider, d. h. der Inhalt des Vorderdarmes entspricht der Nahrungsaufnahme kurz vor dem Fang, der Inhalt des Enddarmes der Nahrungsaufnahme einige Stunden vor dem Fang.

A. alburnus

Nach dem Darmfüllungsgrad zu schließen, steigt die Freßaktivität im Pelagial in den Stunden vor Mitternacht deutlich an. Bei den untertags gefangenen Fischen überwiegt die Zooplanktonnahrung, vor allem Copepoden (45 %), *Bosmina* (30 %) und *Leptodora kindtii* (5 %). Fische

Tabelle 5: Darminhalt von Lauben, angegeben nach einer 5-Punkte-Klassifizierung des Volumsanteiles der einzelnen Nahrungskomponenten (siehe Text). Darmfüllungsgrad nach BOHL (1980). Totallänge der einzelnen Fische in mm

Totallänge	Darmfüllungsgrad	Sediment & Detritus	Makrophyten	Aufwuchsalgen	Litoralfauna	Copepoden	*Bosmina*	*Leptodora*	sonst. Zooplankton	*Chaoborus*	Chir. Puppen	Eier	Anflug
4. 6., 13.20 h–16.50 h, Pelagial, 4 m													
141	2					5						1	
132	2					1	4	4	1			1	
124	2					2	5	1					
117	2	3			5		4						
135	2					1	5		1			1	
125	2					5	1	1				3	
140	2					5			1			2	
129	2					1	5	1	2			3	
139	2					5						3	
112	?					5	1					2	
2. 6., 21.00 h–22.00 h, Pelagial, 0,5 m													
130	1		2		2		1						5
113	1												5
109	2							1					5
125	2				2		3	2					4
128	1			1		1	2	1					5
116	2					3	5	1					
126	2					5	4						
135	2	2	2				1						5
138	2	4		3	2	1	2					2	
125	2				3		2				3		5
2. 6., 23.00 h–01.00 h, Pelagial 0,5 m													
138	3						1	3		4			1
130	2					1	2	5					
132	3												5
132	3					1	2	1					5
122	3												5
136	3					4	3						5
125	2												5
134	2				3		1	2					4
130	3				2	4	3	1			2		5
127	3						1						5
1. 6., 10.50 h–12.50 h, Litoral													
125	4		1	5									
130	3					5	1					2	1
118	2			1		5	2						
126	3			2		5	4						
125	2	4		2			2						2
128	2		2	4		2	4						
131	2			2		4	3					3	
122	2						2						5
124	1						5						
122	1						5						

Tabelle 6: Darminhalt von Güster, angegeben nach einer 5-Punkte-Klassifizierung des Volumensanteiles der einzelnen Nahrungskomponenten. Darmfüllungsgrad nach BOHL (1980). Totallänge der einzelnen Fische in mm

Totallänge	Darmfüllungsgrad	Sediment & Detritus	Makrophyten	Aufwuchsalgen	Litoralfauna	Copepoden	*Bosmina*	*Leptodora*	sonst. Zooplankton	*Chaoborus*	Chir. Puppen	Eier	Anflug
2. 6., 23.00 h–01.00 h, Pelagial, 0,5 m													
96	1		1			3	5						
93	1		1		1	1		4	1				
103	2					2	2	5	1				
92	2					2	1	5					
104	3	5	4		1								
102	1		1			5	2		2			2	
102	2		3				1	5					
97	3						1	2		5			
94	1					3	1	4	2				
105	3						1	5	1				
2. 6., 21.00 h–22.00 h, Pelagial, 2 m													
106	2				4		2				3		
102	2				5							2	3
105	2	5		2		1	3	1					
108	3	5		2			1	4		2		2	
98	2	3	2	3	1								
95	2	4	2	2			3	1					
106	2	5	1	2			3						1
90	2	1				3	5	2	2				
85	1	1	5				2						
98	1						5						
2. 6., 23.00 h–01.00 h, Pelagial, 2 m													
92	1	4		3		2	3	2	1				
91	1	2	4					2					
93	2	5		2		1	2	3					
94	2						5			3			
96	1	4	2				3			4			
97	2				2	1	3	2		5			
95	2		3			1	1	5					
88	2							5					
92	2							2		5			
96	2	2				1				5			
92	1						1	2		5			
93	1						2	5	1				
92	1							2		5			
1. 6., 10.50 h–12.50 h, Litoral													
97	3	4	5	2									
101	3	5	3	1									
109	3	5	2	3									
124	3	5	5	3									
106	3	5	1	2									
100	2	1					5						
103	3	5	3	2									
97	2	5	1	1								1	

aus verschiedenen Wassertiefen zeigten deutliche Unterschiede im Nahrungsspektrum: z. B. war bei Tieren aus 2 bis 2,5 m das Überwiegen von *Bosmina* auffällig, während bei Individuen aus größerer Tiefe (4 bis 4,5 m) Copepoden dominierten. In der Nacht verschiebt sich das Nahrungsspektrum zugunsten von terrestrischem Anflug (vorwiegend Insekten, 65 %) und *Leptodora* (15 %). Tagsüber im Litoral gefangene Fische wiesen bereits einen hohen Darmfüllungsgrad auf. Der Darminhalt dieser Individuen setzte sich überwiegend aus Zooplankton (Copepoden, Bosminen, nicht jedoch *Leptodora),* zum geringeren Teil aus terrestrischem Anflug zusammen (hauptsächlich Insekten, vereinzelt Pollen). Im Vergleich dazu fanden HACKER & MEISRIEMLER (1973) im Darm von Lauben, die mit dem Schließnetz im Litoral des Längsees gefangen wurden, einen Anteil von 60 % Anflug.

B. björkna

Güster, die tagsüber im Litoral gefangen wurden, wiesen hohe Darmfüllungswerte auf. Der Darminhalt dieser Tiere setzte sich aus Detritus, Makrophytenmaterial, Aufwuchsalgen und vereinzelt Zooplankton (hauptsächlich *Bosmina)* zusammen. Bei Tieren, die in den frühen Nachtstunden im Pelagial gefangen wurden, dominierten ebenfalls noch litorale Nahrungskomponenten (Makrophyten, Aufwuchs, Litoralfauna). *Bosmina, Leptodora* und in geringem Ausmaß auch Copepoden und *C. flavicans* stellten den pelagischen Anteil des Nahrungsspektrums dar. Im Verlauf der Nacht ging der Anteil litoraler Nahrung zugunsten von großen Zooplanktonarten stark zurück: Bei Tieren aus mittlerer Wassertiefe (2 m) dominierten vor allem *Chaoborus*larven (40 %) und *Leoptodora* (30 %). Tiere, die nahe der Wasseroberfläche gefangen wurden, hatten hauptsächlich *Leptodora* (50 %) und Copepoden im Darm.

Diese Befunde belegen, daß die nächtliche Pelagialwanderung mit einer hohen Freßaktivität verbunden ist, wie dies ähnlich von BOHL (1980) an Rotaugen beobachtet wurde.

3.6 Räumliche Überlagerung und trophische Beziehungen

Auf Grund der nächtlichen Einwanderung von *C. flavicans* (aus dem Profundal) und Fischen (aus dem Litoral) in die limnetische Zone kommt es vor allem im Verlauf der Nacht zu einer starken räumlichen Überlagerung von herbivoren Zooplanktern und zooplanktivoren Räubern. Die Vertikalverteilung der häufigsten Arten, ausgedrückt als Fraktionen der Gesamtpopulation in der gesamten Wassersäule, ist in Tabelle 7 zusammengefaßt. Daraus wurde der Grad der räumlichen Deckung von Räuber- und Beuteorganismen sowie der karnivoren Nahrungskonkurrenten (kursiv) nach der Formel von SCHOENER (1970) errechnet: $Ü = 1 - 0{,}5 \Sigma |p_a - p_b|$ (p_a, p_b = Fraktionen der Gesamtpopulation der Arten a und b in den jeweiligen Tiefenstufen, z); (Tab. 8).

Tabelle 7: Vertikalverteilung (in Fraktionen der Gesamtpopulation) der häufigsten Arten im Pelagial des Hafnersees während der Nacht (23.00 h)

	Tiefenstufen in m							
	0–1	1–2	2–3	3–4	4–5	5–6	6–7	7–8
Trichocerca sp.	0,056	0,158	0,132	0,089	0,136	0,166	0,208	0,055
K. cochlearis	0,021	0,020	0,067	0,119	0,209	0,235	0,223	0,125
K. quadrata	0	0,013	0,012	0,030	0,163	0,297	0,302	0,183
Nauplien	0,305	0,212	0,203	0,197	0,028	0,023	0,022	0,001
Cyclops s. l.	0,223	0,166	0,069	0,102	0,159	0,072	0,092	0,117
Diaptomus s. l.	0,270	0,225	0,119	0,073	0,086	0,057	0,070	0,102
B. longirostris	0,109	0,339	0,308	0,087	0,071	0,047	0,023	0,016
L. kindtii	0,224	0,075	0,259	0,114	0,114	0,036	0,075	0,114
C. flavicans	0	0	0,250	0,350	0,200	0,150	0,050	0
A. alburnus	0,832	0	0,042	0	0	0,123	0	0
B. björkna	0,037	0,497	0,101	0,045	0,295	0,025	0	0

Tabelle 8: Grad der räumlichen Überlagerung von Räuber- und Beutetieren in den Nachtstunden (siehe Text; Überlagerung potentieller Nahrungskonkurrenten kursiv).
Trichocerca (Tr), *Keratella cochlearis* (Kc), *K. quadrata* (Kq), Nauplien (Na), *Cyclops* (Cy), *Diaptomus* (Di), *Bosmina longirostris* (Bl), *Leptodora kindtii* (Lk), *Chaoborus flavicans* (Cf), *Alburnus alburnus* (Aa), *Blicca björkna* (Bb)

	Lk	Cf	Aa	Bb
Tr	0,627	0,557	0,223	0,502
Kc	0,546	0,577	0,178	0,378
Kq	0,389	0,405	0,140	0,243
Na	0,689	0,478	0,376	0,451
Cy	0,803	0,452	0,338	0,501
Di	0,778	0,384	0,370	0,518
Bl	0,671	0,480	0,200	0,618
Lk		*0,558*	*0,298*	*0,394*
Cf			*0,168*	*0,371*
Aa				*0,106*

A. alburnus weist zufolge der Einschichtung an der Wasseroberfläche eine nur geringe Überlagerung mit Zooplanktern und *C. flavicans* sowie mit *B. björkna* als Nahrungskonkurrenten auf. *B. björkna* zeigt hohe Überlagerungswerte mit *Bosmina*, *Cyclops* und *Diaptomus* (alle > 50 %) und etwas geringere mit *Chaoborus* und *Leptodora* (~ 40 %). *Chaoborus* hat eine hohe räumliche Deckung mit den Rotatorien *Trichocerca* sp. und *Keratella cochlearis* (> 50 %), mit den Crustaceen *Bosmina*, *Cyclops* und *Diaptomus* (knapp unter 50 %) sowie mit Nauplien.

Der pelagische Anteil an der Nahrung entspricht in großen Zügen der quantitativen Häufigkeit der Beute sowie der Größenselektivität und der vertikalen Einnischung der einzelnen Räuber. Abb. 8 zeigt den

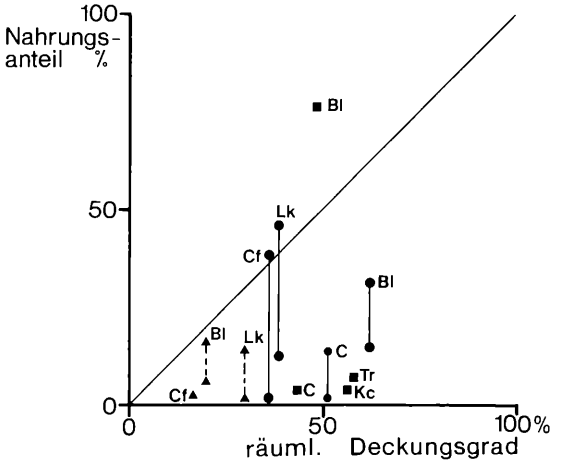


Abb. 8: Vergleich der räumlichen Überlagerung mit dem prozentmäßigen Anteil verschiedener Arten in der Nahrung von Räubern. Dreiecke und strichlierte Linien = *A. alburnus;* Kreise und durchgezogene Linien = *B. björkna;* Quadrate = *C. flavicans.* Die Vertikallinien geben den Variationsbereich des Nahrungsanteiles zu verschiedenen Zeitpunkten in der Nacht und in verschiedenen Tiefenstufen an. Beutetiere: Tr = *Trichocerca,* Kc = *Keratella cochlearis,* Bl = *Bosmina longirostris,* C = Copepoden, Lk = *Leptodora kindtii,* Cf = *Chaoborus flavicans.*

Zusammenhang von räumlicher Deckung und Prozentanteil einzelner Beuteorganismen an der Nahrung von *A. alburnus, B. björkna* (bezogen auf das Volumen) und *C. flavicans* (bezogen auf die Individuenzahl). Bosmina ist, trotz der geringen Körpergröße dieser Art, wegen ihrer hohen Besiedlungsdichte ein häufiges Beuteobjekt der beiden Fische, doch erkennt man vor allem bei *B. björkna* die deutliche Präferenz für die größere pelagische Beute, *C. flavicans* und *L. kindtii.* Die geringen Nahrungsanteile von Copepoden bei allen drei untersuchten carnivoren Arten entsprechen ihrer geringeren Besiedlungsdichte (Tab. 1). Tab. 9 vergleicht die Übereinstimmung in der Nahrung der zooplanktivoren Arten, berechnet nach der Formel von SCHOENER (siehe oben). Die Werte zeigen, daß bei allen Artenpaaren die Nahrungskonkurrenz im Verlauf der Nacht reduziert wird. Die Übereinstimmung zwischen *Chaoborus* und den Fischen besteht vor allem bezüglich der Nahrungsanteile von Bosminen und – zu einem geringeren Teil – von Copepoden. Die Übereinstimmung zwischen *A. alburnus* und *B. björkna* besteht in den

Tabelle 9: Grad der Übereinstimmung (siehe Text) in der Nahrung von *C. flavicans, A. alburnus* und *B. björkna* im Verlauf der Nacht

	23.00–24.00 h	01.00–03.00 h
C. flavicans / A. alburnus	0,207	0,090
C. flavicans / B. björkna	0,320	0,180
A. alburnus / B. björkna	0,388	0,254

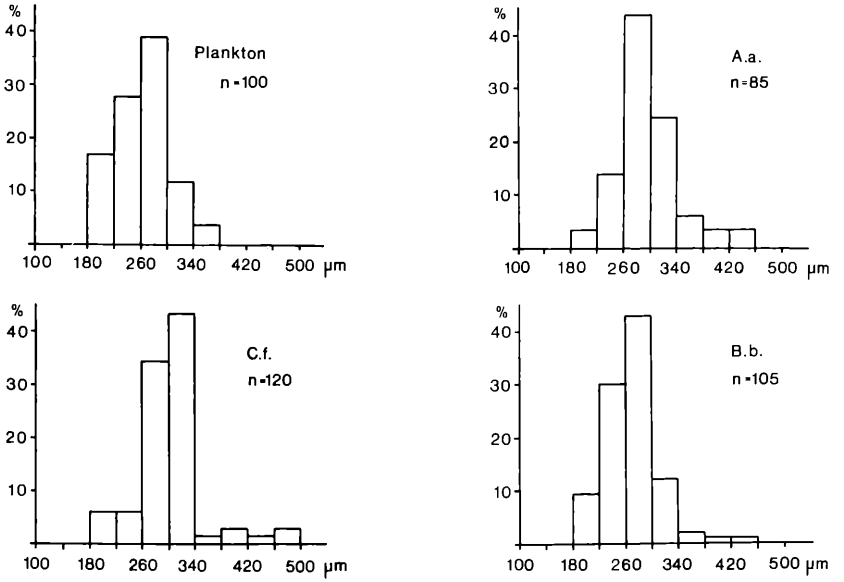


Abb. 9: Häufigkeitsverteilung von *Bosmina*-Größenklassen (Körperlänge in µm) im Plankton und in der Nahrung von *C. flavicans*, *A. alburnus* und *B. björkna*.

frühen Nachtstunden vor allem hinsichtlich litoraler Nahrungskomponenten und *Bosmina*, in den späteren Nachtstunden hinsichtlich pelagischer Beute, *Leptodora*, *Bosmina*, Copepoden und *Chaoborus*. Es ist interessant darauf hinzuweisen, daß beide Arten zu Zeiten hoher Freßaktivität auf alternative Nahrungsressourcen ausweichen (*B. björkna* untertags auf litorale Nahrung, *A. alburnus* in der Nacht auf Anflug).

Die wichtigsten Nahrungsinteraktionen sind in Abb. 10 zusammengefaßt. Unter den herbivoren Zooplanktern stellt *Bosmina longirostris* im Untersuchungszeitraum das wichtigste Beuteobjekt dar. Eine gewisse Selektivität zugunsten größerer Individuen ist bei allen Karnivoren zu

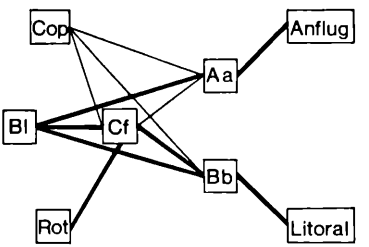


Abb. 10: Trophische Interaktionen in der limnetischen Zone des Hafnersees. Dünne Linien < 10 %, dicke Linien > 10 % Nahrungsanteil. Cop = Copepoden, Rot = Rotatorien, Bl = *Bosmina longirostris*, Cf = *C. flavicans*, Aa = *A. alburnus*, Bb = *B. björkna*.

erkennen, aber nicht besonders deutlich ausgeprägt (Abb. 9). *Chaoborus flavicans* und *Leptodora kindtii* sind selbst einem hohen Räuberdruck durch *B. björkna* ausgesetzt.

Güster und *Chaoboruslarven* stellen im Hafnersee zweifellos Schlüsselarten dar, durch deren Freßaktivität die Struktur der Planktonbiozönose entscheidend beeinflußt wird (siehe LYNCH, 1979).

Literatur

BOHL, E. (1980): Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. Oecologia *44*, 368–375.

BROOKS, J. L., DODSON, S. I. (1965): Predation, body size and composition of plankton. Science *150*, 28–35.

DEONIER, C. C. (1943): Biology of the immature stages of the Clear Lake gnat (Diptera Culicidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. *36*, 383–388.

GREENLAW, C. F. (1979): Acoustical estimation of zooplankton populations. Limnol. Oceanogr., *24*, 226–242.

HACKER, R., MEISRIEMLER, P. (1973): Arbeitsbericht über die limnologische Exkursion 1972 zum Längsee. Carinthia II *163/83*, 331–377.

HERZIG, A., MOOG, O. (1976): Die vertikale Verteilung des Zooplanktons im Goggausee (Der Einfluß von Algen und *Chaoborus flavicans.*) In: Arbeitsbericht der limnologischen Exkursion 1974. – Carinthia II, *166/86*, 373–385.

HERZIG, A., POWELL, S. (1972): Zooplankton. In: Arbeitsbericht der limnologischen Exkursion Klopeinersee 1971 – Carinthia II, *162/82*, 235–273.

HOFER, R., FORSTNER, H., RETTENWANDER, R. (1982): Duration of gut passage and its dependence on temperature and food consumption in roach *(Rutilus rutilus):* Laboratory and field experiments. J. Fish. Biol. *20*, 289–299.

HRBÁCEK, J. (1962): Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. Rozpr. CSAV, Ser. mat. nat. sci. *72*, 1–117.

LAROW, E. J. (1969): A persistent diurnal rhythm in *Chaoborus larvae* II. Ecological significance. Limnol. Oceanogr. *14*, 213–218.

LEVINS, R. (1968): Evolution in changing environments. Princeton University Press, 120 pp.

LEWIS, W. M. (1977): Feeding selectivity of a tropical *Chaoborus* population. Freshwater Biology *7*, 311–325.

LYNCH, M. (1979): Predation, competition and zooplankton community structure: an experimental study. Limnol. Oceanogr. *24*, 253–272.

NORTHCOTE, T. G. (1964): Use of a high-frequency echo-sounder to record distribution and migration of *Chaoborus larvae*. Limnol. Oceanogr. *9*, 87–91.

PASTOROK, R. A. (1980): Selection of prey by *Chaoborus larvae:* A review and new evidence for behavioral flexibility. In: Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, Ed. W. C. KERFOOT, Univ. Press of New England, 538–554.

ROTH, J. C. (1968): Benthic and limnetic distribution of three *Chaoborus* species in a southern Michigan lake (Diptera, Chaoboridae). Limnol. Oceanogr. *13*, 242–249.

RUTTNER-KOLISKO, A. (1975): The vertical distribution of plankton rotifers in a small alpin lake with a sharp oxygen depletion (Lunzer Obersee). Verh. Int. Ver. Limnol. *19*, 1286–1294.

SAMPL, H. (1978): Zur Morphometrie des Hafnersees in Kärnten. Carinthia II, *168/88*, 431–433.

SAMPL, H., SCHULZ, N., SCHULZ, N. (1979): Bericht über die limnologische Untersuchung der Kärntner Seen im Jahre 1978. Veröffentlichungen des Kärntner Instituts für Seenforschung *5*, 3–83.

SCHIEMER, F., DOLEZAL, E., GNAIGER, E., JANTSCH, A. (1975): Beobachtungen über Verteilung, tageszeitliche Wanderungen und Nahrungsaufnahmeraten von *Chaoborus flavicans* (Meigen) im Goggausee. In: Arbeitsbericht der limnologischen Exkursion Goggausee 1974. Carinthia II, *165/85*, 165–196.

SCHOENER, T. W (1970): Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology 51, 408–418.

SCHULZ, N. (1978): Das Einzugsgebiet des Keutschacher Sees (Kärnten, Österreich) – erste Grundlagendaten für ein limnologisches Untersuchungsprogramm. Carinthia II, *168/88*, 447–454.

STENSON, J. A. E., BOHLIN, T., HENRIKSON, NILSSON, B. I., NYMAN, H. G., OSCARSON, H. G., LARSSON, P. (1978): Effects of fish removal from a small lake. Verh. Int. Ver. Limnol. *20*, 794–801.

SWIFT, M. C., FEDORENKO, A. C. (1973): A rapid method for the analysis of the crop contents of *Chaoborus larvae*. Limnol. Oceanogr. *18* (5), 795–798.

SWIFT, M. C., FEDORENKO, A. C. (1975): Some aspects of prey capture by *Chaoborus larvae*. Limnol. Oceanogr. *20* (3), 418–425.

SWÜSTE, H. F. J., CREMER, B., PARMA, S. (1973): Selective predation by larvae of *Chaoborus flavicans* (Diptera, Chaoboridae). Verh. Int. Ver. Limnol. *18*, 1559–1563.

VON ENDE, C. N. (1979): Fish predation, interspecific predation, and the distribution of two *Chaoborus* species. Ecology *60* (1), 119–128.

ZARET, T. M. (1980): Predation and freshwater communities. Yale University Press, pp. 186.

Dank

Für Boote, ausgezeichnete Unterbringung und das allzeit vorhandene Verständnis danken wir der Leitung des Feriendorfes Hafnersee und Herrn H. MALORNY für die wertvolle Unterstützung. Besonders erwähnt werden müssen die im Rahmen des Kurses schon traditionellen Vorträge von Herrn Dr. F. KAHLER und Herrn Dr. H. SAMPL, sowie die prompte Überlassung für uns wichtiger Daten durch Fr. Dr. L. Schulz (Kärntner Seen-Institut).